Die

Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von Salvinia natans.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT

ZU

BERLIN.

VON

ARTHUR KUNDT

AUS

BERLIN.

Tag der Promotion: 19. November 1910.

Referenten:

Professor Dr. S. Schwendener.
Professor Dr. A. Engler.

Dresden, Druck von C. Heinrich.

3773
K96e

Meinen Eltern in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2017 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign Alternates

https://archive.org/details/dieentwicklungde00kund

Die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von Salvinia natans.

Von

Arthur Kundt.

Mit Tafel I und II.

I. Historisches.

Die Micro- und Macrosporangien von *Salvinia natans* und ihre Entwicklung sind schon wiederholt studiert worden. Die frühesten Autoren begnügten sich im allgemeinen damit, die Sporangien im fertigen Zustand zu beschreiben. Zu der Zeit, wo z. B. Bischoff (1828) seine historisch wichtige Arbeit über *Salvinia* veröffentlichte, lag das, was wir heute unter Entwicklungsgeschichte verstehen, den Autoren gänzlich fern. Die älteste Arbeit, in welcher die Ausbildung der Sporangien und Sporen von *Salvinia* behandelt ist, stammt von Griffith aus dem Jahre 1844. Dieser Autor kommt, von unwichtigen Einzelheiten abgesehen, zu ähnlichen Ergebnissen wie Mettenius, der ungefähr zur gleichen Zeit (1845) unabhängig von ihm über denselben Gegenstand Untersuchungen anstellte. Beide Arbeiten enthalten neben guten Beobachtungen auch gute Zeichnungen. Allerdings sind die Teilungsvorgänge in den jungen Sporangien meist nicht richtig erkannt worden.[1]) Die erste moderne Arbeit rührt von Juranyi her, der die Vorgänge, die zur Bildung der Sporenmutterzellen führen, einem genauen Studium unterwarf. Seine Angaben sollen im Folgenden kurz zusammengestellt werden: Die aus den oberflächlichen Zellen der Placenta entstehenden Sporangienanlagen gliedern sich durch Querwände in mehrere zylindrische Zellen, die zusammen einen fadenförmigen Stiel bilden, und in eine kopfige Endzelle. Indem sich letztere durch eine Basalwand und drei auf dieser senkrechte Wände teilt, entsteht

[1]) Eine kurze Darstellung des Inhaltes der Arbeiten von Griffith und Mettenius findet sich bei Juranyi. p. 4—6.

die anfangs aus vier Zellen gebildete Sporangienwand. Aus der von ihr umschlossenen zentralen Zelle entwickelt sich durch Auftreten von Teilungswänden, die mit den vier ersten in Richtung, Zahl und Aufeinanderfolge übereinstimmen, die Tapete als peripherer Mantel und wiederum eine Zentralzelle, in welcher nun durch Teilungen nach allen drei Richtungen des Raumes sowohl in den Micro- als auch in den Macrosporangien 16 Sporenmutterzellen gebildet werden. Inzwischen hat sich die Tapete durch tangentiale Teilungen zu einem meist zweischichtigen Mantel entwickelt. Die Sporenmutterzellen teilen sich in je vier tetraëdrisch gelagerte Tochterzellen, welche nach der Lösung aus dem Verbande als Sporen in dem zusammengeflossenen Plasma der zerfallenen Tapetenzellen liegen. Während in dem Microsporangium alle Sporen reif werden, bildet sich im Macrosporangium nur eine aus, die sich bald durch bedeutende Größe und zentrale Lage von den übrigen unterscheidet. Die auffallend mächtig gewordene Tapetenschicht umgibt als continuierliche Hülle die innere Zellmasse. Nun erst erfolgt im Macrosporangium der von außen nach innen fortschreitende Zerfall der Tapetenschicht. Auch die sich nicht weiter entwickelnden Sporen werden aufgelöst, so daß eine Macrospore als einzige Zelle übrig bleibt. Schließlich schildert Juranyi die Bildung des schaumigen „Exosporiums“ (Epispors) in ihren Einzelheiten.

Die Tatsache, daß nach Juranyi auch in den weiblichen Sporangien 16 Sporenmutterzellen gebildet werden sollen, ferner die auffallende Unwahrscheinlichkeit einzelner Bilder und der Mangel irgend einer Zeichnung, in der man die im Hüllplasma schwimmenden Tapetenkerne sehen könnte, erweckten in Heinricher ein gewisses Mißtrauen gegen die Richtigkeit der Juranyi'schen Beobachtungen, das ihn veranlaßte, die Entwicklung besonders der Macrosporangien von der Bildung der Sporenmutterzellen ab von neuem eingehend zu studieren (1882). Er fand denn auch sehr bald, daß im Macrosporangium nur 8 Sporenmutterzellen entstehen, während im Microsporangium stets 16 vorhanden sind. Die Tapetenzellen bilden nach ihm meistens eine Schicht und lösen sich in beiden Sporangien gleichzeitig auf, nämlich kurz vor der Tetradenbildung. Besonders eingehend behandelt Heinricher einzelne Fragen, die für die spätere Ausbildung der Sporangien von Wichtigkeit sind, wie z. B. die Hofbildung um die Macrospore, das Schicksal der Tapetenkerne im Periplasma und die Bildung des Epispors aus dem Periplasma. Über den letzten Punkt besitzen wir nähere Angaben von Strasburger[1]), der besonders auf die Übereinstimmung von *Salvinia* mit *Azolla* hinweist (1873). Da Strasburgers Untersuchungsergebnisse in seinem großen botanischen Praktikum von ihm selbst besprochen sind, kann hier auf seine Angaben verwiesen werden (1897). In der letzten Zeit ist über die Micro- und Macrosporangienentwicklung von *Salvinia* keine Abhandlung erschienen. Wenn ich es unternommen habe, die Sporangienentwicklung noch einmal

[1]) Bei Strasburger sind auch die Arbeiten von Arcangeli und Prantl zitiert.

zu studieren, so wird dies einerseits dadurch gerechtfertigt, daß immer noch Lücken in den Beobachtungen vorhanden sind, andererseits aber war eine Bearbeitung des Themas unter Anwendung der Mikrotom- und Färbetechnik erwünscht, weil man dadurch eine Aufklärung der bisher nur wenig berücksichtigten Kernverhältnisse erwarten konnte.

II. Behandlung des Materials.

Das verwendete Material wurde mir, zum Teil schon im fixierten Zustande, von Herrn Dr. P. Claußen freundlichst zur Verfügung gestellt. Die meist mit Juelscher Flüssigkeit (die Lösung besteht aus 20 gr Zinkchlorid, 20 ccm Eisessig und 960 ccm 50prozentigem Alkohol) oder Alkohol, seltener mit Chromessigsäure (1% Essigsäure, 1% Chromsäure, 98% Wasser) fixierten Objekte wurden in üblicher Weise allmählich durch die Alkohol- und Xylolstufen in Paraffin übergeführt. Hierbei mußten die älteren Macrosporangien getrennt behandelt werden, da die dicke Macrosporenmembran sich als sehr schwer durchlässig erwies und beim Schneiden anfangs immer ausriß. Während die Microsporangien und die jungen Macrosporangien im allgemeinen schon in 8 bis 14 Tagen durchtränkt waren, mußten die alten Macrosporangien-Sori 5—6 Monate im flüssigen Paraffin liegen. Die 10 μ dicken Microtomschnitte wurden ausschließlich nach Heidenhain mit Hämatoxylin-Eisenalaun gefärbt, und zwar 3 Minuten gebeizt, $2\,^1/_2$ Minute gefärbt und $^3/_4$ bis $1\,^1/_4$ Minute, je nach dem Stadium, differenziert, dann ausgewaschen, mit Alkohol absolutus entwässert, etwa $^1/_2$ Minute mit Eosin-Nelkenöl gegengefärbt und nach Behandlung mit Xylol in Kanadabalsam eingeschlossen. Auf diese Weise ergab sich eine gute Kern- und Plasmafärbung. Dies gilt besonders für Präparate nach Fixierung mit Juelscher Flüssigkeit, bei der die Kerne sich schön stahlblau bis blauschwarz färbten und alle Einzelheiten ihrer Struktur deutlich erkennen ließen, während dagegen Chromessigsäurematerial immer blaß erschien. Nach der Färbung ließen sich stets 3 Typen von Kernen unterscheiden: nämlich die nur schwer differenzierbaren Stiel- und Sporangiumwandkerne, ferner die chromatinreichen Tapetenkerne und endlich die sporogenen Kerne, die sehr schnell differenzierbar waren. Daher konnte in den Bildern nur meist ein Kerntypus wirklich gut differenziert sein.

III. Beschreibender Teil.

Die jungen Microsporangien unterscheiden sich von den jungen Macrosporangien schon äußerlich durch einige Merkmale, die dem ganzen Sorus sein Gepräge geben. Abgesehen vom Unterschied in Größe und Anzahl der Sporangien, erkennt man den Microsorus

stets daran, daß die Sporangienstiele mehr oder weniger stark verzweigt sind, während die Stiele der Macrosporangien unverzweigt der Placenta ansitzen.

Die Verzweigung der Microsporangienstiele läßt sich, wenn sie auch auf den ersten Blick recht kompliziert erscheint, stets auf folgenden einfachen Modus zurückführen (Fig. 1, *a* bis *d*): Irgend eine Zelle des Sporangiumstiels wölbt einen Teil der Außenwand vor; dadurch werden die anfangs parallelen Querwände 1 und 2 verschoben, so daß sie einen gewissen spitzen Winkel miteinander bilden. Die auswachsende Zelle erscheint daher zwischen den benachbarten Stielzellen wie eingekeilt. Gleichzeitig wird der Teil des Stieles zwischen der auswachsenden Zelle und der Endzelle aus seiner ursprünglichen Richtung heraus abgelenkt. An die Wand 2 setzt sich nun unter spitzem Winkel die Wand 3 an, die mit 1 annähernd parallel läuft und an ihrer Ansatzstelle die Wand 2 knickt. In der blasenförmigen Vorwölbung hat sich inzwischen reichlich Plasma angesammelt. An der konvexen Seite wölbt sie sich immer stärker und nimmt schließlich die Form eines Sporangiumköpfchens an. Die Wand 4 trennt endlich das Köpfchen vom Stiel und macht es zu einer selbständigen Zelle. Die nun noch folgenden Teilungen vollziehen die Differenzierung der Endzelle in Stiel und Sporangium.

Jede beliebige Stielzelle scheint die Fähigkeit zu haben, zu einem Sporangium auszuwachsen; denn die jungen Sporangienanlagen finden sich an beliebigen Stellen der Stiele, sowohl unmittelbar unter der köpfchenförmigen Endzelle als auch in der Mitte des Stiels. Eine besondere Gesetzmäßigkeit scheint nicht zu bestehen.

Hat der Stiel durch das Auftreten von Querwänden und durch Streckung seiner Zellen die definitive Länge erreicht, so beschränken sich die Veränderungen jetzt im wesentlichen auf die köpfchenförmige Endzelle. Diese dehnt sich zunächst stark aus und erhält dadurch eine nahezu kuglige Gestalt. In der Mitte der Zelle liegt der große Zellkern mit großem, zentralem Nucleolus. Das Chromatin ist in Gestalt kleiner Körnchen im Kern verteilt. Der Kern liegt im dichten Plasma eingebettet, das die Zelle fast ganz erfüllt und nur kleine Vakuolen enthält. In den Stielzellen ist das Plasma nur als zarter, wandständiger Schlauch entwickelt; die Kerne sind kleiner, liegen meist einer Querwand der Zelle an und sind mit dem Plasma der übrigen Zellwände durch zarte, sich schwach verästelnde Plasmafäden verbunden. Kurz vor der ersten Teilung der Endzelle sieht man den Kern der ersten Querwand genähert (Fig. 6).

Die erste in der Endzelle auftretende Teilungswand verläuft parallel zur letzten Querwand und teilt die Sporangiumzelle in einen basalen, scheibenförmigen Teil und in eine größere obere, halbkugelförmige Zelle. Die Basalzelle bleibt ungeteilt, oder sie bildet später eine in die Längsrichtung des Stieles fallende Wand (Fig. 2, *a*, *b*).

Für die weiteren Teilungen lassen sich zwei verschiedene Teilungsmodi unterscheiden. Nach dem ersten Modus bildet sich zuerst eine auf der Basalwand senkrechte Scheidewand, die stets

so gestellt ist, daß sie etwas mehr als ein Drittel von der Peripherie der basalen Wand abschneidet (Fig. 2, *c 1* und *c 2*); es werden also zwei ungleich große Zellen gebildet, von denen die größere die Teilung fortsetzt. Die nächste Wand, welche ebenfalls auf der Basalwand senkrecht steht, setzt ihrer ganzen Länge nach an der eben gebildeten an und schneidet ungefähr das zweite Drittel der Peripherie der Basalwand ab. Die vierte Wand lehnt sich mit den seitlichen Rändern an Teilwand 2 bezw. 3 an. Der Verlauf dieser drei Teilungswände ist am besten aus dem Querschnitt zu entnehmen (Fig. 2, *c 2*). Man sieht leicht, daß alle drei Wände nach außen etwas vorgewölbt sind, daß sie sich annähernd unter gleichen Winkeln schneiden und daß sie im Querschnitt verschieden lang sind, 2 länger als 3 und 4, 3 länger als 4.

Im Längsschnitt werden natürlich auf einmal nur zwei von den drei Teilungswänden getroffen (z. B. 2 und 3, s. Fig.). Damit ist der zentrale Teil noch nicht vollständig abgegrenzt: es ist dazu noch eine fünfte Wand nötig, welche die Zentralzelle in der Querrichtung teilt (Fig. 2, *c 1* und Fig. 7). Es wird also bei diesem Teilungsmodus die Zentralzelle durch fünf Wände gebildet: die Basalwand, drei auf ihr senkrecht stehende Wände und die mit der Basalwand parallele Deckelwand. Die periphere Hülle, die Sporangiumwand in ihrem einfachsten Zustande, setzt sich demnach aus fünf Zellen zusammen. Die Zentralzelle hat annähernd die Gestalt eines dreiseitigen Pyramidenstumpfes, dessen Grundflächen die Basal- und die Deckelwand bilden. Sie erscheint im Längsschnitt ungefähr als Trapez, im Querschnitt als gleichseitiges Dreieck.

Nach dem zweiten Teilungsmodus sind außer der Basalwand nur zwei Wände nötig. Die erste stimmt in Lage und Eigenschaften völlig mit Wand 2 des ersten Modus überein, nur steht sie oft nicht ganz senkrecht auf der Basalwand (Fig. 3, *b*). Dadurch wird offenbar der Ansatz der folgenden Wand erleichtert, deren Verlauf durch Kombination der Fig. 3, *a 1* und *a 2* leicht ersichtlich ist. Der Querschnitt zeigt, daß sie nach außen ziemlich stark konvex gekrümmt ist und an zwei Stellen auf Wand 2 trifft. Aus dem Längsschnitt geht ferner hervor, daß sie mit ihrem oberen Rande an die Sporangiumwand nicht ansetzt. Sie ist demnach in ihrem ganzen Verlaufe parallel zur Sporangiumwand und lehnt sich mit ihrem Rande an Wand 2 an, ihr unterer Rand ausgenommen, der auf der Basalwand ruht. Man könnte ihre Form mit der eines Souffleurkastens vergleichen (Fig. 8).

Damit ist die Zentralzelle gebildet. Während nach dem ersten Teilungsmodus fünf Wände erforderlich waren, genügen hier schon drei: die kappenförmige Wand 3 ersetzt hier die drei letzten Teilungswände des ersten Modus. Die Sporangiumwand besteht jetzt aus drei Zellen, und die Zentralzelle wird nur von drei Wänden begrenzt. Sie erscheint im medianen Längsschnitt als Viertelkreisfläche, im Querschnitt als Bikonvexlinse.

Die weitere Entwicklung der Sporangiumwand geht in der Weise vor sich, daß sich in den ersten Wandzellen senkrecht zur

Oberfläche stehende Scheidewände bilden. Tangentiale Teilungen finden nicht statt; die Wand bleibt also immer einschichtig.

Wichtig sind die ersten Teilwände der Sporangiumwand, weil sie die Gestalt der Zentralzelle durch Knickung ihrer Wandungen ändern. Auf diese Weise erhält z. B. die nach dem zweiten Modus gebildete Zentralzelle durch die in Fig. 3, *d 1* mit *w* bezeichnete Wand annähernd die Form, welche die Zentralzelle nach dem ersten Modus besitzt. So verschieden also auch die beiden Teilungsmodi sind, so ergibt sich schließlich doch eine Zentralzelle von ungefähr gleicher Gestalt. Allerdings muß ich bemerken, daß man noch ziemlich lange, oft noch nach den ersten Teilungen im Archespor, zu entscheiden imstande ist, welcher Modus bei der Wandbildung vorlag. Besonders leicht ist dies im Querschnitt, weil die Bikonvexlinsenform selbst nach starken Knickungen sich schwerlich mit der dreieckigen Figur des ersten Modus verwechseln läßt.

Unmittelbar nach der Bildung der Basalwand findet Streckung und Vergrößerung des kopfartigen Sporangiums statt, die auch während der Ausbildung der anderen Teilungswände fortdauert. Jedesmal vermehrt die sich teilende Mutterzelle vor der Teilung ihr Plasma, während sich der Kern stark vergrößert. Der Plasmareichtum der nicht mehr teilungsfähigen Zellen nimmt ab. Kurz nach ihrer Entstehung vergrößert sich die Zentralzelle; ihr plasmatischer Inhalt vermehrt sich stark, bis schließlich dichtes körniges Plasma die ganze Zelle erfüllt. Mitten darin befindet sich der ebenfalls größer gewordene Kern mit sehr großem Nucleolus. Die Wandzellen verlieren einen guten Teil ihres plasmatischen Inhalts, es treten größere Vakuolen auf, und später ist nur noch wandständiges Protoplasma vorhanden. Der Kern liegt meist einer Zellwand an und ist mit dem Plasma der übrigen Wandteile durch zarte Fäden verbunden.

Durch die nun in der Zentralzelle eintretenden Teilungen findet die Sonderung in einen peripheren Mantel, die Tapetenschicht, und in eine zentrale Zelle, das Archespor, statt. Entsprechend den beiden Teilungsmodi bei der Wandbildung sind auch bei der Tapetenbildung zwei verschiedene Wege zu unterscheiden. Handelt es sich um die zweite Art der Wandbildung (Fig. 3 *c*, *d 1*, *d 2*), so entsteht das Archespor dadurch, daß ungefähr parallel zu den Teilungswänden, durch welche die primären Wandzellen gebildet wurden, und in derselben Reihenfolge Wände auftreten, so daß also das Archespor dieselbe Form wie die Zentralzelle hat. Im Querschnitt erhält man das Bild zweier ineinander geschachtelter Bikonvexlinsen (Fig. 3, *d 2*).

Liegt jedoch der erste Teilungsmodus vor (Fig. 2 *d*, *e 1*, *e 2*), so weicht die Tapetenbildung von der Wandbildung insofern ab, als dann nur vier Wände auftreten. Eine der Basalwand entsprechende Teilungswand wird nicht gebildet. Wesentlich anders erscheint nur Wand I (Fig. 2 *d*, *e 2*). Mit ihren vier Rändern setzt sie an die Teilungswände 3, 4 und 5 an. Sie ersetzt also gewissermaßen zwei Wände, die den Teilungswänden 1 und 2 entsprechen würden. Die drei anderen Wände stimmen in Richtung

und Aufeinanderfolge mit den entsprechenden ersten Teilungswänden 3, 4 und 5 vollkommen überein. Nach dem Gesagten hat das Archespor eine etwas andere Gestalt als die Zentralzelle. Doch wird dieser Unterschied später durch die in der Tapetenschicht auftretenden Wände bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen. Im Querschnitt zeigt das Archespor die Gestalt eines Dreiecks, dessen Seiten mit denen des von der Zentralzelle herrührenden Dreiecks parallel verlaufen (Fig. 2, *e 2*). Im Längsschnitt erscheint es als ungleichseitiges Dreieck (Fig. 2, *e 1*).

Somit besteht das junge Sporangium in diesem Entwicklungsstadium aus drei wesentlichen Teilen: aus einer noch wenigzelligen Wand, einer aus vier Zellen gebildeten Tapetenschicht und dem Archespor. Die Tapetenzellen unterscheiden sich von den Wandzellen vorläufig nur durch ihren reicheren Plasmagehalt (Fig. 9). Später kommen noch andere Unterschiede hinzu. Doch ehe ich die Weiterentwicklung der das Archespor umhüllenden Teile verfolge, möchte ich die Veränderungen des Archespors selbst schildern.

Noch bevor sich im Archespor die ersten Teilungen bemerkbar machen, verändert diese Zelle etwas ihre Gestalt, indem während ihres Wachstums in der Tapetenschicht antikline Wände auftreten, welche die Wandungen des Archespors schwach knicken, so daß man einen polygonalen Archespor-Querschnitt erhält. Stets fällt die Archesporzelle auf durch ihren starken Plasmagehalt und den großen zentralen Kern. Sie gleicht also auch hierin der Zentralzelle (Fig. 9). Durch die nun folgenden Teilungen wird das Archespor in Stücke zerlegt, welche schließlich die Sporenmutterzellen darstellen. Die auftretenden Wände teilen die Mutterzelle jedesmal in zwei gleich große Tochterzellen; hierin unterscheiden sich also diese Teilungen von den vorhergehenden.

Die erste Teilung in der Archesporzelle kommt dadurch zustande, daß annähernd senkrecht zur Basalwand eine Scheidewand auftritt (Fig. 4 *a 1*, *a 2*). Es kann sich aber auch statt dieser zuerst eine mit der Basalwand parallele Teilungswand bilden, wie es Fig. 2 *e 2* darstellt.

Im ersten Falle bildet sich in beiden Tochterzellen zugleich eine zur Teilungsebene der ersten Wand senkrechte und zur Basalwand parallele Scheidewand aus. Es besteht das Archespor jetzt aus vier gleich großen Zellen, deren ebene Begrenzungswände in zwei aufeinander senkrechten Ebenen liegen. Im Längsschnitt sieht man günstigen Falls alle vier Zellen (Fig. 10), im Querschnitt nur zwei, da die Wände 2 nicht sichtbar sind (Fig. 4, *a 2*).

Im zweiten Falle bildet sich jetzt erst in jeder Tochterzelle die zu Wand 1 und zur Basalwand senkrechte Teilungswand 2. Im Längs- und Querschnitt erhält man natürlich dieselben Bilder wie im ersten Falle (Fig. 4 *b*).

Kompliziert werden diese Teilungsvorgänge dadurch, daß die Wände 2 manchmal nicht in einer Ebene liegen, sondern in zwei aufeinander senkrechten Ebenen. Dann erhält man ein Bild wie in Fig. 4*c*. Die eine Wand 2 fällt in die Zeichenebene; ihre Existenz beweisen die zwei nicht in einer Ebene liegenden Kerne.

Alle vier Quadrantenzellen teilen sich gleichzeitig, indem in jeder eine Wand auftritt, die sowohl auf 1 als auch auf 2 senkrecht steht. Die Oktanten-Wände sind im Längsschnitt nur dann sichtbar, wenn im ersten Fall Wand 1, im zweiten Wand 2 nicht getroffen ist; sonst fallen sie in die Zeichenebene. Auf dem Querschnitt sieht man vier kreuzweise angeordnete Zellen (Fig. 4, *d 1, d 2*). Dadurch, daß die Ansatzlinien der sich gleichzeitig bildenden Wände 3 nicht genau aufeinanderfallen, erfahren die schon vorhandenen Scheidewände eine doppelte Knickung und stellen sich daher im Längs- und Querschnitt als doppelt gebrochene Linie dar (Fig. 4, *d 1*, *d 2* und Fig. 11).

Wenn (wie in Fig. 4, *c*) die beiden mit *2* bezeichneten Quadrantenwände senkrecht aufeinanderstehen, so liegen nur immer je zwei Oktantenwände in einer Ebene; die beiden Teilungsebenen stehen dann aufeinander senkrecht.

Auf die eben geschilderte Weise wird das Archespor in acht Zellen zerlegt. Welcher Modus der Teilung auch vorliegt, immer werden im medianen Längs- oder Querschnitt vier Zellen getroffen. Bis zu dieser Stufe, dem Oktantenstadium, ist die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien die gleiche. Von jetzt ab treten wesentliche Verschiedenheiten auf, die es notwendig machen, die Weiterentwicklung beider Sporangiumarten gesondert zu betrachten.

Während im Macrosporangium die Oktantenzellen bereits die Sporenmutterzellen darstellen, ist im Microsporangium zu ihrer Bildung noch ein Teilungsschritt erforderlich. In allen acht Zellen entsteht nämlich zu gleicher Zeit je eine Teilungswand, deren Lage verschieden sein kann (Fig. 4, *e, f 1, f 2*). Daß die acht Wände gleichzeitig entstehen, kann mit Sicherheit aus der Tatsache geschlossen werden, daß die acht Kerne im gleichen Teilungsstadium waren (Fig. 12).

Vielleicht könnte man einwenden, diese Zellen seien noch keine Sporenmutterzellen gewesen. Dagegen ist zu bemerken, daß in manchen Fällen die Sporenmutterzellnatur der fraglichen Zellen durch Beobachtung von Synapsisstadien sichergestellt werden konnte.

Während sich diese Vorgänge im Archespor abspielen, treten in der Tapetenschicht Kernteilungen auf (Fig. 11), welche die Bildung von Wänden senkrecht zur Oberfläche des Archespors im Gefolge haben. Niemals sah ich tangentiale Wände entstehen, durch welche die Tapetenschicht hätte mehrschichtig werden müssen. Nach meinen Beobachtungen bleibt sie immer einschichtig. Oft teilen sich jedoch die Kerne in den Tapetenzellen, ohne daß eine Wandbildung erfolgt. Man sieht schon während der letzten Teilungen im Archespor meist zwei Kerne in den Tapetenzellen liegen (Fig. 5). Diese Mehrkernigkeit unterscheidet die Tapetenzellen in charakteristischer Weise von allen anderen Zellen des Sporangiums. Nicht immer sind zwei Kerne vorhanden; dann sind aber mehrere Nucleolen ausgebildet. Es ist eine allgemeine Erscheinung, daß Zellen mit sekretorischer Funktion sehr große oder auch mehrere Zellkerne enthalten. Übrigens ist die Erscheinung der Mehrkernigkeit der

Tapetenzellen häufig: auch bei vielen Phanerogamen hat man sie beobachtet.

Inzwischen haben sich die Stielzellen der jungen Macrosporangien durch Längswände geteilt, wodurch der ursprünglich aus einer einfachen Zellreihe bestehende Stiel in einen 4-zellreihigen säulenförmigen Körper verwandelt wird. Bei den Microsporangien fallen diese Teilungen fort; ihr Stiel besteht immer aus einer einfachen Zellreihe.

Noch ehe die Sporenmutterzellen sich teilen, sieht man, daß die Tapetenzellen ihre Wände auflösen. Die Membranen verschwinden, und der gesamte plasmatische Inhalt der Zellen fließt zu einer körnigen Masse zusammen, die sich eng an den Sporenmutterzellkomplex anlegt und mit der Sporangiumwand durch Plasmastränge verbunden bleibt (Fig. 13). Auf der Sporangienwandung liegt ein zarter Plasmabeleg. Die Tapetenzellkerne sind auf einer Kugeloberfläche angeordnet und liegen an der Einmündungsstelle der Plasmastränge in die dichte Plasmamasse. Sie besitzen einen mittelgroßen Nucleolus und reichlich Chromatin (Fig. 13). Schon vor dem Verschwinden der Tapetenzellmembranen hat sich der Komplex der Sporenmutterzellen in toto aus dem Verbande mit der Tapetenschicht gelöst. Er schwimmt jetzt, vom Hüllplasma umgeben, in der Mitte der Sporangiumkugel.

Nun erst beginnt die Reduktionsteilung, deren Verlauf in den Figuren 15—23 dargestellt ist. In den Macro- und Microsporangien vollziehen sich die Vorgänge in gleicher Weise: in beiden trennen sich die Sporenmutterzellen erst nach oder während des Synapsisstadiums und zwar durch Verschleimen der mittleren Membranlamellen. Nachdem sich zunächst zwischen den einzelnen Sporenmutterzellen mit Schleim erfüllte Räume gebildet haben (Fig. 13), quellen allmählich alle Wände auf und bewirken so die Lösung des Zellverbandes. Die freigewordenen Zellen runden sich an den Kanten etwas ab, zeigen aber durchaus keine genaue Kugelgestalt. Nicht alle Sporenmutterzellen eines Sporangiums befinden sich auf gleicher Teilungsstufe. Oft zeigen einige die Spindelfigur der heterotypischen Teilung, während andere schon in der homöotypischen Teilung begriffen sind.

Meist ist auch die Entwicklungsstufe der Sporangien in einem Sorus sehr verschieden. In manchen Sporangien beginnen die Sporenmutterzellen gerade die Teilung, in anderen sieht man bereits die Tetraden im Plasma der aufgelösten Tapetenzellen schwimmen, während noch andere schon isolierte junge Sporen enthalten. Bis zur Reduktionsteilung jedoch geht die Entwicklung der Sporangien in einem Sorus annähernd im gleichen Schritt vorwärts.

Das der heterotypischen Teilung eigentümliche Stadium, die Synapsis, stellen die Figuren 16 und 17 dar. Der Kerninhalt mit Ausnahme des Nucleolus hat sich in Form eines unregelmäßig geknäuelten Bandes nach einer Seite hin zusammengezogen (Fig. 16). Der Knäuel wird schließlich so dicht, daß man eine Struktur nur an der Oberfläche erkennt. Der Nucleolus ist noch vorhanden und viel schwächer gefärbt als der zusammengezogene Inhalt (Fig. 17).

Die Reduktionsspindel hat eine charakteristische Gestalt insofern, als sie an den beiden Polen wie abgeschnitten erscheint und daher einer Tonne gleicht (Fig. 18*b*). An die zu einer Äquatorialplatte angeordneten Doppelchromosomen sieht man deutliche Zugfasern ansetzen, durch welche sie an die Pole gezogen werden. Die Bildung der Tochterkerne vollzieht sich wie bei einer gewöhnlichen Kernteilung (Fig. 19—22). Sie haben einen kleinen Nucleolus und ein deutliches Chromatinnetz. Die Teilungswand ist als zarte Membran sichtbar. Unmittelbar nach ihrer Bildung treten die Tochterkerne in die homöotypische Teilung ein. Wie Figur 23, *a* und *b* zeigt, liegen die zu gleicher Zeit auftretenden Spindeln in zwei zueinander senkrechten Ebenen. Die sich nun bildenden Tetradenkerne sieht man schließlich an der Wand der Sporenmutterzellen in gleicher Entfernung voneinander liegen (Fig. 24 u. 25). Zunächst sind Teilungswände noch nicht zu sehen; erst wenn die feinen Plasmafäden, welche die Tetradenkerne verbinden, allmählich verschwinden, werden sie als zarte Membranen sichtbar.

In diesem Zustande schwimmen die Tetraden im Periplasma. Anfangs liegen sie alle nahe beieinander, ohne daß sie durch zwischenliegende Protoplasmamassen getrennt sind. Später entfernen sie sich mehr oder weniger und sind dann stets von einem hellen Hofe umgeben, der offenbar von der verschleimten Mutterzellmembran herrührt. Manchmal liegen sie so dicht beieinander, daß die einzelnen Höfe zu einem gemeinsamen verschmelzen.

Die Tetrade bleibt zunächst als solche erhalten. Die Sporenzellen trennen sich erst, wenn sie ihre endgültige Form angenommen haben. Sie vermehren ihren Inhalt und wölben ihre Außenwände halbkugelförmig vor; sie nehmen dadurch an Größe bedeutend zu (Fig. 26). Gleichzeitig fangen ihre Kerne an sich zu vergrößern, und die Wände, die ursprünglich sehr zart waren, verdicken sich merklich. Hat die Tetrade ihre volle Ausbildung erlangt, so zerfällt sie in die einzelnen Sporen, wie aus den Figuren 26—28 ersichtlich. In dem in Figur 27 dargestellten Stadium beginnt bereits der Zerfall. Man sieht, wie die einzelnen Sporenzellen auseinandertreten, indem die äußeren Schichten ihrer Wände anfangen zu verschleimen. Schließlich liegen sie nebeneinander im Hüllplasma, das sie nur an den Außenwänden umgibt. In Figur 28 haben die Sporen bereits ziemlich dicke Membranen erhalten. Der Punkt, in welchem die drei Tetraëderleisten unter Winkeln von ca. 100° zusammenstoßen, ist deutlich zu erkennen. Der plasmatische Inhalt ist in den Präparaten meist kontrahiert und liegt der gewölbten Außenwand dicht an. Der ziemlich große Kern ist immer der gewölbten Außenwand genähert. Entweder liegt er direkt an derselben oder doch nur in geringer Entfernung von ihr. Er besitzt einen nicht gerade großen Nucleolus und ein unregelmäßig gestaltetes Chromatinnetz, dessen Maschen in den Ecken verdickt sind. Die Sporen liegen anfangs in Gruppen zu je vier beieinander und lassen dadurch ihre Zusammengehörigkeit noch deutlich erkennen. Später verliert sich diese Regelmäßigkeit; man sieht sie dann in ziemlich regelloser Weise an den verschiedensten Stellen im

Sporangium, immer ganz von Protoplasma umgeben (Fig. 29 u. 30). Zwischen den Sporen erkennt man jetzt an beliebigen Stellen die früher nur peripher gelagerten Kerne der aufgelösten Tapetenzellen. Im Plasma selbst werden kleinere oder auch größere Vakuolen sichtbar; überhaupt verliert es nach und nach die dichte Struktur, die es anfänglich besaß.

Bis zu dieser Entwicklungsstufe sind die Vorgänge in den Micro- und Macrosporangien genau die gleichen. In beiden findet der Zerfall der Tetraden in Sporen in derselben Weise statt. Auch die äußere Gestalt und Größe der Sporen stimmen überein (Fig. 29 u. 30). Natürlich ist die Zahl der Sporen in den Microsporangien doppelt so groß (64) als in den Macrosporangien. Aber die Zahl der Sporen ist als sicheres Unterscheidungsmerkmal für die beiden Sporangiumarten nur beschränkt brauchbar, weil immer nur ein Teil derselben in den Schnitt fällt. Sicher geht man gerade auf diesem Entwicklungsstadium nur, wenn man den auffallenden Unterschied der Sporangienstiele in Betracht zieht.

Verfolgen wir zunächst den Entwicklungsprozeß der Microsporangien weiter. Nachdem die einzelnen Sporen auf die eben geschilderte Art entstanden sind, nimmt das ganze Sporangium an Größe bedeutend zu. Natürlich geschieht dies ganz allmählich, und erst bei der völligen Reife der Sporen hat es seine Endgröße erreicht. Infolge dieses Wachstums vermehren sich die Vakuolen im Hüllplasma beständig, so daß dieses bald ganz zerklüftet erscheint (Fig. 31). Die Vakuolen selbst haben sehr verschiedene Größe und Gestalt. In der Mitte des Sporangiums sind sie sehr klein, und immer sehr dicht zusammenliegend, bilden sie auf diese Weise ein feines Wabenwerk. Nach außen zu werden sie ziemlich plötzlich größer und erhalten im Schnitt eine polygonale Form. An die Tapetenkerne und die Sporen legt sich ein zarter Schlauch vakuolenlosen Plasmas dicht an. Manchmal sieht man, daß die im Hüllplasma liegenden Kerne durch Stränge dichteren Plasmas miteinander verbunden sind. Die Tapetenkerne behalten im allgemeinen ihre Gestalt und Struktur bei; manchmal scheinen sie noch etwas an Größe zuzunehmen.

Was nun die Sporen anbetrifft, so erleiden sie nur noch kleine Veränderungen. Indem ihre Membranen sich stark verdicken, nehmen sie die charakteristische bräunlich-gelbe Farbe an. Ihr plasmatischer Inhalt ist ganz wandständig geworden und bildet einen sichelförmigen Beleg an der kugelig gewölbten Wand. In ihm liegt der durch Abflachung linsenförmig gewordene Kern.

Nach Beendigung der Entwicklung verändern die Sporen ihre Lage im Sporangium. Während sie bisher an beliebigen Stellen im Periplasma lagen, wandern sie jetzt aus der Mitte heraus nach der Peripherie zu (Fig. 31). Gleichzeitig sammeln sich die zerstreuten Tapetenzellkerne in der Mitte des Sporangiums und gehen hier allmählich zu Grunde. Wie ihre Auflösung vor sich geht, konnte ich nicht feststellen, da sie in den Präparaten entweder noch vollständig als solche erhalten waren, oder aber sich schon

völlig aufgelöst hatten. Offenbar zerfließt nach der Auflösung der zarten Kernmembran der Kerninhalt allmählich im Plasma.

In diesem Zustande hat das Microsporangium seine Entwicklung beendet. Die Sporen liegen peripher nahe der Sporangiumwand. Die Struktur des Hüllplasma hat sich nach der Auflösung der Kerne insofern geändert, als auch im zentralen Teil jetzt infolge des Wachstums des Sporangiums große kugelige Vakuolen aufgetreten sind, welche nur durch Plasmalamellen getrennt werden. In dieser Gestalt geht es in einen starren Zustand über.

Ganz abweichend gestalten sich die Vorgänge im Macrosporangium. Hier wird nur eine von den 32 Sporen weiterentwickelt, während die andern zwar noch lange erhalten bleiben, schließlich aber rückgebildet werden. Welche Faktoren bei der Auswahl dieser einen Spore maßgebend sind, läßt sich schwer sagen. Jedenfalls aber deutet die Tatsache, daß sich die werdende Macrospore anfangs nur durch ihre zentrale Lage von den anderen unterscheidet, darauf hin, daß jede Sporenzelle potentiell die Fähigkeit hat, zur Macrospore zu werden. Es ist aller Wahrscheinlichkeit nach nur die zufällige zentrale Lage, durch welche gerade diese eine Spore bei der Weiterentwicklung bevorzugt wird. Der helle Hof, welcher sie umgibt, und außer der zentralen Lage das einzige unterscheidende Merkmal ist, bildet sich offenbar erst, wenn sie sich schon in der Mitte des Sporangiums befindet. Manchmal sah ich, daß in einem Sporangium zwei Macrosporen vorhanden waren. Ich führe diesen Fall an, weil ich in ihm eine wichtige Stütze für die Annahme erblicke, daß ursprünglich alle 32 Sporen die Fähigkeit zur Weiterentwicklung hatten. Bleibt zufällig eine zweite Spore in der dichten Plasmamasse mit eingeschlossen, so entwickelt sie sich ebenfalls; es sind dann zwei Macrosporen vorhanden.

Gewöhnlich aber bildet sich nur eine. Diese liegt immer ungefähr in der Mitte des Sporangiums, von einem ziemlich dicken Hüllplasma umgeben. Ihr ganzer Plasmagehalt beschränkt sich auf einen dünnen wandständigen Schlauch, der an der Stelle, wo er den Kern einschließt, etwas stärker ist und dadurch im Schnitt sichelförmig erscheint. Der Kern hat zunächst dieselbe Form und Struktur wie in den andern Sporen. Er ist wandständig, an der Seite, mit der er der Wand anliegt, stark abgeplattet, so daß er linsenförmige Gestalt besitzt. Der Nucleolus ist kugelig oder etwas oval und dann manchmal in der Mitte eingeschnürt; hin und wieder sieht man auch zwei Nucleolen. Chromatin ist wenig vorhanden, nur am Rande des Kerns in schwach netziger Gestalt. Der Kern liegt stets am Scheitel der Spore, d. h. an der Stelle, wo die drei Tetraëderkanten unter Winkeln von ca. 100 Grad zusammenstoßen, und wird an der gewölbteren Seite von einer sehr zarten Schicht des sichelförmigen Plasmabelegs bedeckt.

Während das Periplasma früher an allen Stellen zahlreiche kleine oder große Vakuolen aufwies, fließt es jetzt nach der Mitte zu zusammen und bildet um die junge Macrospore eine dichte Masse von Hohlkugelform, die mit der Sporangiumwand durch mehr oder

minder starke Plasmastränge verbunden bleibt (Fig. 32). Anfangs sind meist mehrere Schichten großer peripher gelagerter Vakuolen vorhanden, etwas später (Fig. 32) nur noch eine.

Durch das Zusammenfließen des Periplasmas werden die anderen Sporen aus dem dichten Plasma heraus an die Peripherie gedrängt. Sie liegen dort ziemlich regellos, oft an einer Seite gehäuft.

Die weiteren Vorgänge sind zunächst verhältnismäßig einfach. Die Macrospore, die noch nicht größer ist als die anderen Sporen, fängt an stark zu wachsen. Ihr plasmatischer Inhalt wird infolgedessen immer zarter, ebenso die Membran, die bald nur noch eine feine Haut bildet. Gleichzeitig vergrößern sich der Macrosporenkern und die Tapetenkerne.

Fig. 33 stellt ein peripheres Stück eines Macrosporangiums dar, in welchem die Macrospore schon etwas größer ist als in Fig. 32. Man sieht, daß die Tapetenkerne an Volumen stark zugenommen haben; das Chromatin ist in unregelmäßigen kleineren und größeren Stücken im ganzen Kern verteilt, der Nucleolus besitzt im allgemeinen noch seine rundliche Gestalt. Die nicht weiter entwickelten Sporen sind vollkommen erhalten; manchmal scheint es sogar, als ob sie etwas gewachsen wären (vergl. Fig. 33 u. 32). Auffallend ist, daß der inzwischen auf die doppelte bis vierfache Größe angewachsene Macrosporenkern ein äußerst feinfädiges, reich verzweigtes Chromatinnetz erhalten hat.

Natürlich hält das Wachstum des ganzen Sporangiums mit dem der Macrospore ungefähr gleichen Schritt. Hat die Macrospore etwa das Zehnfache ihrer ursprünglichen Größe erreicht, so kann sie die verschiedensten Lagen im Sporangium einnehmen. Am häufigsten liegt sie ungefähr in der Mitte; ziemlich oft aber kommt sie der Sporangiumwandung so nahe, daß sie diese fast berührt. Dann sind die Tapetenkerne an der von der Sporangiumwand abgewendeten Seite so stark angehäuft, daß sie mehrere Schichten bilden. Bei zentraler Lage ist die Macrospore immer von einem regelmäßigen Kranz von Tapetenkernen umgeben, die am Rande der dichten Plasmamasse liegen. Es ist besonders hervorzuheben, daß der helle Hof um die Macrospore während des Wachstums allmählich kleiner geworden und endlich ganz verschwunden ist. Das Plasma liegt jetzt also der Macrosporenmembran dicht an in Gestalt eines feinkörnigen plasmatischen Überzuges.

Infolge des andauernden starken Wachstums der Macrospore rücken die Tapetenkerne etwas auseinander, und die dichte Plasmamasse verliert allmählich an Mächtigkeit. Dadurch ergibt sich ein Bild, wie es Figur 34 darstellt. Die von jetzt ab immer zentral gelagerte Macrospore hat eine etwas dickere Membran erhalten, während der Inhalt kaum zugenommen hat. Der Kern ist wenig verändert, nur ist der Nucleolus jetzt unregelmäßig begrenzt, an der Oberfläche warzig stachlich. Im Innern erkennt man deutlich dunkle und helle Stellen. Das Hüllplasma ist in drei Schichten gesondert: in eine sehr feine Schicht dichten Plasmas, die sich eng

an die Macrosporenmembran anlegt, in eine zweite von zartwabiger Struktur mit nur sehr kleinen Vakuolen und in ein peripheres weitmaschiges Netz, dessen große Vakuolen nur durch feine Plasmafäden voneinander getrennt werden. Die Tapetenkerne sind in die mittlere Schicht eingebettet, ungefähr an der Grenze zwischen dieser und der peripheren. Ihr Inhalt hat sich von der Kernmembran etwas zurückgezogen. Der Nucleolus ist unregelmäßig zerschlitzt, oft in mehrere Stücke zerfallen. Das Chromatin hat eine dichte unbestimmte Struktur und häuft sich an manchen Stellen in Gestalt unregelmäßig gezackter Flecken an.

Das fertige Macrosporangium unterscheidet sich von dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium durch Größe, Inhalt und Membran der Macrospore, durch das Fehlen der Tapetenkerne und durch das Vorhandensein des Epispors, eines starren Plasmagebildes welches den Endzustand in der vielgestaltigen Entwicklung des Tapetenzellplasmas bedeutet. Durch stetes Wachstum kommt die Macrospore ihrer endlichen Gestalt immer näher. Aber erst sehr spät fängt die immer noch dünne Membran an, sich bedeutend zu verdicken und sich in Exo und Endospor zu differenzieren. Zuletzt hat sie dieselbe charakteristische bräunlich-gelbe Farbe wie die reifen Microsporen. Ihr Inhalt besteht dann aus überall verteilten kleinen Stärkekörnern, aus verschieden großen stark lichtbrechenden Öltropfen und aus großen eckigen Proteïnkörnern.

Was das Epispor anbetrifft, so stellt es ein starres Wabensystem vor, das am Scheitel mit der Sporangiumwand fest verbunden ist und die Lage der Macrospore im Sporangium fixiert. Es geht aus dem Periplasma hervor. Daß das ganze Hüllplasma allmählich eine Wabenstruktur erhält, erklärt sich ohne weiteres aus der starken Größenzunahme des Macrosporangiums. Wenn letzteres wächst, werden bei gleichbleibender Plasmamenge die zarten Fäden der Mittelschicht des Periplasmas sich dehnen und zum Teil zerreißen und dadurch größere Vakuolen entstehen, welche durch gegenseitigen Zug eine polyëdrische Gestalt erhalten. Am Scheitel des Sporangiums ist das Epispor in drei Lappen gespalten. Diese umschließen einen Hohlraum, in welchen ein starker dreiseitig pyramidaler Zapfen vorspringt, dessen Kanten mit den Lappen abwechseln und dessen Spitze mit der Basis auf einem medianen Längsschnitt durch eine feine Linie verbunden erscheint, die eine Durchbohrung darstellt. Die Kanten des dreiseitig pyramidalen Zapfens liegen über den drei Kanten der Spore und sind von Spalten durchsetzt, die auf die mediane Durchbohrung des Zapfens loslaufen. Die Spalten stellen Rißlinien dar, längs denen das Episporium bei der Keimung aufspringt (Fig. 35).

Kurz vor der Entstehung des Epispors lösen sich die Tapetenkerne im Periplasma auf. Ebenso verschwinden die nicht entwickelten Sporen; wenigstens habe ich im fertigen Sporangium keine mehr gesehen.

IV. Allgemeiner Teil.

Vergleicht man die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen mit denen der Arbeiten Juranyis (1873) und Heinrichers (1882), so fallen außer kleineren Unterschieden besonders die Abweichungen auf, die sich auf die Teilungsvorgänge in den jugendlichen Sporangien beziehen. Heinricher scheint allerdings auf die frühen Entwicklungsstadien bei seinen Beobachtungen weniger Wert gelegt und hauptsächlich die Erforschung der späteren Bildungsvorgänge im Auge gehabt zu haben; denn er begnügt sich mit der Bemerkung, daß nach einigen von seinen Präparaten die Angaben Juranyis wahrscheinlich richtig seien, abgesehen von den Teilungen im Archespor, die Heinricher noch einmal untersuchte.

Wie Juranyi zu seinen Ergebnissen gelangte, ob er frisches oder fixiertes Material verwendete, darüber sagt er selbst nirgends etwas. Doch scheint mir aus der Art seiner Darstellung, ferner aus der Tatsache, daß er das Vorhandensein der Tapetenkerne im Hüllplasma weder erwähnt noch in irgend einem Bilde zum Ausdruck bringt, hervorzugehen, daß er zum größten Teile an frischem Material beobachtete. Es ist dann leicht zu verstehen, daß er zu falschen Resultaten gelangen konnte, da sowohl die Kerne als auch die Zellwände wegen der Undurchsichtigkeit des Objekts im frischen Zustand viel schwieriger zu sehen sind als an gefärbten Schnittpräparaten.

Fig. 36 *a* bis *c* stellt den von Juranyi angegebenen Teilungsmodus dar. Danach bildet sich im unteren Drittel der kopfigen Endzelle zuerst die mit *I* bezeichnete Basalwand, die das Sporangiumköpfchen in einen größeren oberen und in einen kleineren scheibenförmigen unteren Abschnitt zerlegt. Letzterer bildet „die Basalzelle" des Sporangiums und bleibt zunächst ungeteilt, während die halbkugelige obere Zelle die Teilungen fortsetzt. Es entsteht zuerst die auf der Basalwand senkrecht stehende Teilungswand *II*, welche, wie der Querschnitt (Fig. 36 *c*) zeigt, ungefähr zwei Fünftel von der Peripherie der basalen Wand abschneidet. Die dritte Teilungswand hat einen stark bogigen Verlauf (Fig. 36 a). Von der Basalwand ausgehend und mit der gewölbten Sporangiumwand nahezu parallel laufend, krümmt sie sich allmählich nach Wand *II* zu und setzt schließlich an diese an. Sie schneidet ein Drittel der Peripherie der basalen Wand ab (Fig. 36 *c*). Nun tritt noch eine vierte Teilungswand auf, deren Verlauf aus den Figuren 36 *b* und *c* ersichtlich ist. Sie steht auf der basalen Wand senkrecht; der eine Rand liegt ganz in der Basalwand, der zweite schneidet Wand *II*, der dritte die stark gewölbte dritte Wand. Sie ist demnach nur sichtbar, wenn Wand *II* in der Zeichenebene liegt (Fig. 36 *b*).

Einen zweiten Teilungsmodus gibt Juranyi nicht an. Es ist nach dem Gesagten klar, daß der Längsschnitt, welcher die zweite und dritte Teilungswand trifft, ein Bild ergeben muß, wie es

Fig. 3, *a 1* darstellt. Der Querschnitt erscheint stets als ungefähr gleichseitiges Dreieck wie in Fig. 2, *c*. Mir mußte sofort auffallen, daß diese beiden Bilder, Längsschnitt und Querschnitt, sich auch unter meinen Figuren vorfinden; aber hier gehören sie zwei verschiedenen Teilungsmodi an. Der nach meinen Beobachtungen so häufige Querschnitt mit der Bikonvexlinsenfigur (Fig. 3, *a 2*), den Juranyi nicht fand, gehört zweifellos zu dem in Fig. 3, *a 1* dargestellten Längsschnitt. Ebenso beziehen sich die Figuren 2, *c 1* und 2, *c 2* unbedingt aufeinander.

Aber, könnte man fragen, gibt es vielleicht nicht noch einen dritten Modus der Teilung, der zwischen den beiden vorliegenden den Übergang bildet, insofern als er vier Wände erfordert, während nach den andern drei bezw. fünf Teilungswände zur Bildung der Zentralzelle nötig sind? Dann könnten offenbar die Figuren 5, 6 und 7 Juranys (Fig. 36, *a-c*) zu einem Teilungsmodus gehören. Aber ich habe nie ein der Figur 6 (36, *b*) entsprechendes Bild gefunden. Wenn man annimmt, daß Juranyi Längs- und Querschnitt nicht von ein und demselben Sporangium entnommen hat, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß der Längsschnitt dem einen Modus, der Querschnitt aber dem andern angehört, da ja beide Teilungsmodi nahezu gleich oft verwirklicht sind. Allerdings bleibt dann Fig. 6 (36, *b*) unerklärt. Aus dem Umstande, daß Juranyi die Bikonvexlinsenfigur trotz ihrer großen Häufigkeit entging, glaube ich schließen zu dürfen, daß seine Untersuchungen nur an wenigen Sporangien vorgenommen wurden. Juranyi glaubte offenbar an die Einheitlichkeit der Teilungsvorgänge.

Die von Juranyi beobachteten Teilungsvorgänge würden in der Tat einen Übergangsmodus bedeuten. Denn wenn man annimmt, daß die dritte von ihm angegebene Scheidewand sich garnicht an die Mutterzellwand, sondern nur an die zweite Teilungswand und die Basalzelle ansetzt, so erhält man damit den in Fig. 3, *a* dargestellten Modus. Der Querschnitt ist dann auch eine Bikonvexlinsenfigur, und die vierte Wand ist überflüssig geworden, da schon durch die drei ersten Teilungswände eine Zentralzelle herausgeschnitten wird.

Was nun die Tapetenschicht anbetrifft, so entsteht sie nach Juranyi dadurch, daß vier Teilungswände auftreten, die mit den eben gebildeten in Verlauf und Aufeinanderfolge genau übereinstimmen, so daß also ein Archespor von der gleichen Gestalt wie die Zentralzelle herausgeschnitten wird. Nach meinen Beobachtungen stimmen aber nur im Falle des Modus mit dem Bikonvexlinsenquerschnitt die zur Tapetenbildung führenden Teilungswände mit den wandbildenden Scheidewänden in Verlauf und Aufeinanderfolge überein. Liegt dagegen der andere Modus vor, so tritt insofern eine Abweichung ein, als an Stelle der ersten und zweiten Wand eine einzige entsteht, welche gleichsam den zwei ersten Wänden der vorhergehenden Wandbildung entspricht. Es ist also in diesem Falle eine Verschiedenheit in den Modi der Wand und der Tapetenbildung zu konstatieren.

Die nun folgenden Teilungen im Archespor hat außer Juranyi auch Heinricher untersucht. Nach letzterem haben die Oktanten der vorderen Hälfte des Archespors nicht wie nach der Ansicht von Juranyi dieselbe Lage wie jene der abgewandten Hälfte. Sie liegen vielmehr so zueinander, „daß die sie trennenden Wände der einen mit jenen der anderen Winkel von 45° einschließen" (Fig. 36*d*). Danach sind bei einer mittleren Einstellung alle Oktanten zu sehen. Die Wände bilden zwei Kreuzsysteme, die denselben Kreuzungspunkt haben und gegeneinander um 45 Grad gedreht sind.

Nach meinen Beobachtungen kommen beide Fälle nebeneinander vor; jedoch scheint mir der von Juranyi gefundene Teilungsmodus der häufigere zu sein. Heinricher ist der Ansicht, daß durch die von ihm beobachtete Teilungsart des Archespors der Irrtum Juranyis in Bezug auf die Zahl der Sporenmutterzellen im Macrosporangium bedingt sei. Denn bei mittlerer Einstellung könnte man zu der falschen Anschauung kommen, daß die Oktanten der vorderen Hälfte sich schon in je zwei Zellen geteilt hätten. Ich halte diese Auffassung in der Tat für die einzige Möglichkeit, Juranyis Beobachtung, daß auch im weiblichen Sporangium 16 Sporenmutterzellen gebildet werden, genügend zu erklären. Allerdings scheint mir noch ein anderer Umstand mitzusprechen. Juranyi schildert nämlich Seite 13 und 14 die oft vorkommende Erscheinung, daß sich eine Sporenmutterzelle noch vor der Tetradenteilung stark vergrößert und dadurch das Aussehen einer Macrospore gewinnt. Die Weiterentwicklung einer solchen Sporenmutterzelle hat er nicht verfolgt. Er hält aber die Annahme für nicht ganz unbegründet, daß aus ihr die zur Macrospore sich entwickelnde Sporenzelle hervorgehe.

Es wundert mich, daß Heinricher diese Erscheinung nicht beobachtet hat, da sie doch immerhin nicht gerade selten ist; wenigstens fand ich sie mehrere Male hintereinander. Offenbar hat nun Juranyi das Sporangium, in welchem sich eine solche vergrößerte Sporenmutterzelle befand, für ein Macrosporangium gehalten. Nach meinen Beobachtungen ist das aber nicht richtig. In allen Fällen handelte es sich um ein Microsporangium, was durch den aus einer Zellreihe bestehenden Stiel außer Zweifel gestellt war. Ich halte es daher für ziemlich wahrscheinlich, daß Juranyis falsches Ergebnis, wenigstens in einigen Fällen, auf diesen Irrtum zurückzuführen ist.

Es ist Heinrichers Verdienst, die Achtzahl der Sporenmutterzellen im Macrosporangium durch Zählen der Tetraden zweifelsfrei festgestellt zu haben; ebenso wies er durch Tinktion mit Hämatoxylin die Tapetenkerne im Hüllplasma nach. In Juranyis Figuren sucht man die Kerne vergeblich; er erwähnt sie auch nirgends. Es ist dies um so merkwürdiger, als sie schon von Mettenius und Griffith in einigen Bildern gezeichnet wurden.

Sehr eigenartig sind ferner die Angaben Juranyis über das Wachstum der Tapetenschicht. Durch tangentiale Teilungen soll sie schon im Oktantenstadium des Archespors zu einem mehrzell-

schichtigen Gewebe werden, wobei allerdings bemerkt wird, daß in den Microsporangien die tangentialen Teilungen manchmal gänzlich ausbleiben können. Während sich nun der Mantel in den Microsporangien nach Anlegung der Sporenmutterzellen auflöst, nimmt er vorher in den Macrosporangien während des Wachstums der Macrospore an Mächtigkeit sehr bedeutend zu „und umschließt noch zu dieser Zeit als eine kontinuierliche Hülle die innere Zellmasse". Daß von einer Mehrschichtigkeit der Tapete keine Rede sein kann, habe ich in vorstehenden Ausführungen genügend betont. Auch Heinricher zweifelte nur in wenigen Fällen an ihrer Einschichtigkeit, stellt aber diese Tatsache nicht als völlig sicher hin. Er gerät in Verlegenheit bei dem Versuch, sich die bei Juranyi abgebildeten Figuren 16 und 17 zu erklären.

Tatsächlich bieten sich hier merkwürdige Verhältnisse: mitten in einem Macrosporangium sieht man eine schon ziemlich große Macrospore von einer mehrschichtigen Tapete im festen Zellverbande umhüllt. Wie läßt sich das erklären? Ich kann mich des Gedankens nicht erwehren, daß Juranyi, vielleicht infolge nicht genügender Aufhellung des Objekts, die von den Wandzellen herrührende Oberflächenstruktur in das Sporangium hineinverlegt hat. Ebenso sonderbar mutet es mich an, daß der Zerfall des Mantels von außen nach innen erfolgen soll; jedenfalls wäre das umgekehrte Verhalten einleuchtender.

Die Kernteilungsvorgänge bei der Tetradenteilung konnten wegen technischer Schwierigkeiten weder von Juranyi noch von Heinricher studiert werden. Bei letzterem sind auf Tafel I Figur 3 Sporenmutterzellen abgebildet, deren Kerne in verschiedenen Teilungsstadien zu sein scheinen. Jedenfalls aber stellen die runden gefärbten Flecke in den Kernen sicher keine Nucleolen vor, wie Heinricher annimmt. Über die Bildung der Tetraden und ihren Zerfall beschränken sich seine Angaben auf die Bemerkung, daß sich körnchenreiches Protoplasma in Form dünner Platten an den Stellen sammelt, wo die Wände auftreten, und daß dann beim Verschieben des Deckglases die Tetraden leicht in die einzelnen Sporenzellen auseinanderfallen. Wie dieses Auseinanderfallen vor sich geht, darüber sagt er nichts.

Die weiteren Vorgänge im Macrosporangium hat Heinricher, von den cytologischen Verhältnissen abgesehen, im allgemeinen richtig erkannt, und ich kann seine Beobachtungen in fast allen Punkten bestätigen. Nur möchte ich noch einige Abweichungen inbetreff der Macrosporenmembran und des Epispors anführen. Nach Heinricher werden (wie bei Mettenius) die Tetraëderleisten der Macrospore während ihres Wachstums allmählich zurückgebildet und verschwinden schließlich vollständig. Selbst an Schnitten durch in Gummi eingebettete Sporen war nichts von ihnen wahrzunehmen. Nach meinen Beobachtungen ist dies nicht der Fall. Ich überzeugte mich, daß an der völlig reifen Spore die Leisten im Schnitt in Form einer Verbreiterung des Exospors noch deutlich vorhanden sind; allerdings sind sie viel schwächer ausgebildet, als man es bei der Größe der Macrospore erwarten sollte. Auch kann ich das

Vorhandensein eines „knotenförmigen Vorsprungs“ am Exospor, wie ihn Prantl beobachtete, bestätigen (Fig. 35). Er bildet den zäpfchenförmig gestalteten Scheitelpunkt der Macrospore, und an ihn setzt sich die feine Rißlinie an, welche in den vorspringenden Zapfen am Scheitel des Epispors führt.

Heinricher hat ferner „in den erstarrten Episporien stärker lichtbrechende Körperchen bemerkt“, die er für die Tapetenkerne hält. Ich habe eine ähnliche Erscheinung nicht gesehen. Zwar färbt sich das Epispor mit Hämatoxylin sehr ungleich, indem manche Stellen den Farbstoff stärker speichern als andere; dies rührt aber offenbar von der verschieden dichten Struktur des erstarrten Plasmas her. Im Mikrosporangium gehen die sich in der Mitte sammelnden Tapetenkerne auch schon vor der Erstarrung des Periplasmas zu Grunde. Denn erst nach ihrem Verschwinden treten die großen Vakuolen in der Mitte des Sporangiums auf. Ich habe die Kerne in beiden Sporangien im erstarrten Epispor nicht mehr gesehen.

Wie stellt sich nun *Salvinia* zu den anderen Hydropterideen? Die größte Übereinstimmung zeigt die Sporangienentwicklung ohne Zweifel bei *Azolla*, während sie bei den anderen in wesentlichen Punkten abweicht.

Nach Campbell und Pfeiffer bilden sich bei *Azolla* ebenfalls im Microsporangium 16, im Macrosporangium 8 Sporenmutterzellen aus, welche nach der Loslösung aus dem Zellverbande sich etwas abrunden und in Reduktionsteilung eintreten. Die Tetraden zerfallen in die Sporenzellen, von denen im Microsporangium alle 64 reifen, während im Macrosporangium 31 abortieren und nur eine ihr Wachstum fortsetzt. Die wie bei *Salvinia* einschichtige Tapete hat sich inzwischen aufgelöst und erfüllt als vakuolenreiches Periplasma das ganze Sporangium. Schließlich geht auch hier das Plasma in jenen erstarrten Zustand über, der für das Epispor so charakteristisch ist. Allerdings ist nach Strasburger bei *Azolla* in den Microsporangien „mit dieser letzten Differenzierung eine gleichzeitige Sonderung in die einzelnen Massulae verbunden“. Aber nichts hindert uns, bei *Salvinia* den gesamten Inhalt des Microsporangiums mit Strasburger als eine einzige große Massula aufzufassen, die im Sporangium eingeschlossen bleibt. Bilden sich doch bei *Azolla nilotica* nur zwei Massulae aus!

Die Unterschiede zwischen *Azolla* und *Salvinia* bestehen darin, daß bei *Azolla:*

1) im weiblichen Sorus nur ein Macrosporangium gebildet wird,
2) auch im Microsorus zuerst ein Macrosporangium entsteht, das später abortiert,
3) am Scheitel des Macrosporangiums ein sogenannter Schwimmapparat vorhanden ist.

Die Beantwortung der Frage, ob *Salvinia* oder *Azolla* den entwickelteren Repräsentanten der Salviniaceen vorstelle, stößt auf große Schwierigkeiten. Denn in manchen Merkmalen zeigt sich *Azolla* als die höher differenzierte Form (z. B. in den *Massulae,*

im Schwimmapparat, in der geringeren Anzahl der Sporangien im Sorus), in anderen dagegen (z. B. in der zwittrigen Anlage der Sori) ist der primitivere Charakter gegenüber *Salvinia* unverkennbar.

In mancher Hinsicht abweichend gestalten sich die Verhältnisse bei den anderen heterosporen Farnen. Die Marsiliaceen mit den Gattungen *Marsilia, Regnellidium* und *Pilularia* schließen sich am meisten an die Salviniaceen an. Die Sori enthalten Micro- und Macrosporangien und sind zu vier bis vielen in einem Sporokarp vereinigt. Bei *Marsilia* und *Pilularia* werden in beiden Sporangiumarten 16 Sporenmutterzellen ausgebildet. Es kann aber durch Unterdrückung der Teilungswand in einzelnen oder allen Oktanten eine Reduktion in der Zahl der Sporenmutterzellen bis auf 8 eintreten. Die Tapete besteht aus zwei, an manchen Stellen auch drei Zellschichten und löst sich zur selben Zeit auf wie bei *Salvinia* und *Azolla*. Die im Periplasma schwimmenden Tetraden zerfallen nur im Microsporangium in Sporenzellen. Im Macrosporangium dagegen bleiben sie als solche erhalten, und von jeder Tetrade wächst eine Spore etwas heran, die drei andern verkümmern. Schließlich abortieren von den 16 Macrosporen 15 und nur eine gelangt zur Reife.

Über die vor einigen Jahren von Lindman im Staate Rio Grande do Sul (Südamerika) entdeckte Gattung *Regnellidium* ist bisher entwicklungsgeschichtlich leider nichts bekannt. Der Autor gibt in seiner Beschreibung der Sporenverhältnisse nur an, daß im Macrosporangium eine einzige, im Microsporangium etwa 60 Sporen vorhanden sind. Er stellt die neue Gattung auf Grund äußerer morphologischer Verhältnisse zwischen *Marsilia* und *Pilularia,* hält sie aber für näher verwandt mit *Pilularia,* weil sie mit dieser die Art der Sporenentleerung (nämlich durch die quellende Gallertsubstanz des Episporium und nicht durch einen Gallertring wie bei *Marsilia*), ferner die geringere Zahl der Sori (6—8) in einem Sporokarp und den Bau der Sori und zarten Indusien gemeinsam hat.

Die Klasse der Equisetales ist in ihrem einzigen noch lebenden Vertreter homospor. Doch ist die Gattung *Equisetum* nur ein Überrest eines in früheren geologischen Perioden weit verbreiteten Pflanzentypus, in welchem Heterosporie ausgebildet war. So trugen die Sporangiophorähren der Calamariaceen Macro- und Microsporangien, beide mit vielen Sporen. Die Macrosporen zeichneten sich bei *Calamostachys Casheana* und *Macrostachya* durch bedeutendere Größe vor den Microsporen aus. In einigen Fällen wurden beide Sporangiumarten auf demselben Sporangiophor beobachtet.

In der Reihe der Lycopodiales weisen die Gattungen *Selaginella* und *Isoëtes* Heterosporie auf. Bei *Selaginella* werden in einem Sporangium normalerweise meist 4, selten 2, bei *Isoëtes* dagegen zahlreiche Macrosporen entwickelt. Bei beiden Gattungen bleibt die Tapete während der Sporenentwicklung intakt und bildet eine epithelartige Schicht von papillösen Zellen. Bei *Selaginella* ist die Sporangiumentwicklung der von *Lycopodium* sehr ähnlich: das Archespor geht aus einer einzigen hypodermalen Zelle hervor.

Die Sporangiumwand ist zwei- bis dreischichtig, die Tapete einschichtig; sie löst sich nicht auf. Im Macrosporangium vermehrt von Anfang an nur eine von den zahlreichen Sporenmutterzellen ihren Inhalt. Sie wird kuglig und liefert vier tetraëdrisch gelagerte Sporen, die bald das ganze Sporangium ausfüllen. Im Microsporangium dagegen treten alle Sporenmutterzellen in Tetradenteilung ein. Es entsteht eine große, aber unbestimmte Anzahl von Sporen. Manchmal bilden sich in einem Sporangium nur 2 Macrosporen aus.

Isoëtes weicht insofern von *Selaginella* ab, als hier die Sporangien durch sterile Zellschichten unvollkommen gefächert sind und nicht nur 4, sondern zahlreiche Macrosporen reifen. Das Archespor besteht zunächt aus vielen gleichartigen und meristematischen Zellen, die sich nach allen Richtungen teilen. Später teilen sich gewisse Regionen weniger lebhaft. Diese sind steril, und aus ihnen gehen die einschichtige Sporangiumwand, die Trabeculae und die Tapete hervor. Wie bei *Lycopodium* und *Selaginella* bleibt die Tapetenschicht erhalten, während sie bei den anderen Farnen und Equisetum aufgelöst wird. Im Microsporangium teilen sich alle sporogenen Zellen und liefern Sporen vom bilateralen Typus. Die Zahl der Sporen in einem Sporangium ist ungeheuer groß. Im Macrosporangium wird jede Sporenmutterzelle von sterilen Zellen umschlossen. Nach Fitting wächst eine solche sporogene Zelle, rundet sich ab und löst sich schließlich von den benachbarten Zellen los. Sie liegt dann in einem unregelmäßigen Hohlraum. Die Tetradenteilung wird durch Teilung des Plasmas eingeleitet, darauf teilen sich erst die Kerne. Hierin wie auch in dem Bau der Macrosporenmembran ähnelt *Isoëtes* ganz der Gattung *Selaginella*.

In neuerer Zeit (1904) ist durch Campbell der für die homosporen Farne charakteristische Annulus der Sporangien auch bei den Marsiliaceen entdeckt worden. Er fand bei *Pilularia Americana* Spuren eines scheitelständigen Annulus, wie er bei den tropischen *Schizaeaceae* vorkommt; auch ist das reife Sporangium wie bei diesen sehr schief. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß durch gründliche Erforschung der heterosporen Farne ihre Abstammung von den homosporen Formen auch im einzelnen genauer bekannt werden wird.

V. Bildungsabweichungen.

In diesem Abschnitt möchte ich einige Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang beschreiben, die mir bei meinen Untersuchungen besonders auffielen und zum Teil schon von den früheren Autoren bei *Salvinia* und den anderen Hydropterideen gefunden wurden.

Daß bei *Salvinia* Micro- und Macrosporangien in einem Sorus vorkommen, hat bereits Mettenius und nach ihm Heinricher beobachtet, und letzterer hat diese Erscheinung mit vollem Recht

als Atavismus gedeutet. Er fand in einem Falle einen Microsorus, in welchem fünf Macrosporangien mit je einer Macrospore vorhanden waren. Ich kann die Richtigkeit dieser Beobachtung in jeder Weise bestätigen, nur möchte ich hinzufügen, daß (wenigstens in meinem Material) zwittrige Sori nicht gar so selten sind, wie dies nach Heinrichers Angaben der Fall zu sein scheint. Ich habe öfter Sori gefunden, die außer zahlreichen Microsporangien ein bis mehrere Macrosporangien enthielten. In einem Falle waren sogar in demselben Sorus Micro- und Macrosporangien ungefähr in gleicher Zahl vorhanden, so daß man nicht entscheiden konnte, ob es sich um einen Micro- oder um einen Macrosorus handelte. In allen Fällen war bereits die Macrospore deutlich ausgebildet, in den Microsporangien waren die Sporenzellen auch schon isoliert.

Eine zweite Abweichung betrifft die Ausbildung mehrerer Macrosporen in einem Sporangium, eine Erscheinung, die schon Russow bei *Marsilia* und Strasburger bei *Azolla* beobachteten. Letzterer bildet auf Tafel VI Fig. 100 den abnormen Fall ab, daß innerhalb eines Indusiums zwei reife Macrosporen liegen, von denen eine die Stelle des nicht ausgebildeten Schwimmapparates einnimmt. Da bei *Azolla* im weiblichen Sorus das einzige Macrosporangium bei der Reife nicht nur die Tapete sondern auch die Wand auflöst, so kann man mit Heinricher 3 Bildungsmöglichkeiten annehmen: erstens könnten sich ausnahmsweise zwei Macrosporangien in einem Sorus entwickeln; dann würden die zwei Macrosporen aus verschiedenen Sporangien stammen. Zweitens könnten sich statt einer in diesem Falle zwei Sporen desselben Sporangiums zu Macrosporen entwickelt haben. Schließlich wäre es auch denkbar, daß sich ein Sporangium in zwei Hälften mit je einem Archespor und einer Tapete geteilt hätte. Diesen Fall des Doppelsporangiums fand Heinricher bei *Salvinia* realisiert. Es hatte sich ein vergrößertes Sporangium auf einem einfachen Stiel senkrecht zu seinem Längsdurchmesser geteilt; Macrosporen waren aber noch nicht ausgebildet, denn die Teilungen in den beiden Archesporzellen waren noch nicht beendet. Es ist also damit keineswegs entschieden, ob sich nun auch wirklich zwei Macrosporen, in jedem Archespor eine, entwickelt haben würden. Es könnte ja auch die eine Hälfte des Doppelsporangiums zu Gunsten der andern steril bleiben oder verkümmern, ähnlich wie manchmal ganze Sporangien in einem Sorus zu Grunde gehen. Doch ist dies offenbar nicht der Fall. Denn mehr als einmal sah ich zwei Macrosporen in demselben Sporangium liegen. Sie wichen von den Macrosporen der umliegenden Sporangien durch ihre geringere Größe ab und waren ungefähr viermal größer als die nicht entwickelten Sporen.

Schließlich sei noch ein dritter Fall angeführt. Es kommt nämlich manchmal vor, daß sich im Microsporangium eine Sporenmutterzelle stärker entwickelt als die anderen. Juranyi beobachtete diese Erscheinung ebenfalls, glaubte aber ein Macrosporangium vor sich zu haben. Er wurde „anfangs zu der irrigen Annahme verleitet, daß die Macrospore direkt durch die Ausdehnung einer dieser Sporenmutterzellen gebildet wird.“ In der

Tat sieht die vergrößerte Sporenmutterzelle ganz so aus wie eine junge Macrospore. Ich konnte mir diese merkwürdige Erscheinung zuerst nicht erklären, bis ich in einigen Schnitten deutlich sehen konnte, daß der Kern dieser aufgeblasenen Zelle sich in Teilung befand. Die anderen Sporenmutterzellen ließen ebenfalls die ersten Stadien der Reduktionsteilung erkennen. In einigen Präparaten war die blasige Zelle noch im Zusammenhang mit den andern Sporenmutterzellen, in manchen hatte sie sich aber schon isoliert und wurde von Tapetenkernen umgeben. Bei der geringen Häufigkeit dieses abnormen Falles konnte die Weiterentwicklung der blasigen Sporenmutterzelle nicht bis zu Ende verfolgt werden. Höchstwahrscheinlich bildet aber diese Sporenmutterzelle auch eine Tetrade, von welcher sich nur eine Spore zur Macrospore weiterentwickelt, während die anderen Sporenmutterzellen Microsporen hervorbringen.

Weil Juranyi von vornherein diese Sporangien für weiblich hielt, glaubte er sich zu der Annahme berechtigt, daß der Entwicklungsunterschied zwischen der Macrospore und den abortierenden Sporen stets schon in den Sporenmutterzellen vorhanden sei. Es hätten danach nicht alle Sporen die Fähigkeit, zu Macrosporen zu werden, sondern nur die vier, welche aus der vergrößerten Sporenmutterzelle hervorgehen. Ein solcher Unterschied in der Größe der Sporenmutterzellen ist aber im Macrosporangium nicht zu konstatieren. Es ist also der Juranyische normale Fall in Wirklichkeit eine Abnormität.

Es wäre interessant zu wissen, ob in demselben (der Beschaffenheit des Stiels nach männlichen) Sporangium sowohl männliche als auch weibliche reife Sporen vorkommen. Doch wird wegen der Seltenheit der Abnormität der Zufall bei der Entscheidung der Frage eine große Rolle spielen.

VI. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchungen lassen sich im Folgenden kurz zusammenstellen:

Die Verzweigung der Microsporangienstiele geschieht durch Auswachsen einer beliebigen Stielzelle und Abschnüren der papillösen Vorwölbung durch eine Wand. Die Differenzierung in Stiel und Sporangiumzelle erfolgt durch Auftreten von Querwänden.

Die ersten Teilungen in der kopfigen Endzelle führen zur Bildung der Sporangiumwand. Es sind zwei Teilungsmodi nachzuweisen: ein 3-Wandmodus und ein 5-Wandmodus. Die Sporangiumwand bleibt einschichtig.

Die Tapete entsteht durch Teilungen in der Zentralzelle, welche den zur Sporangiumwandbildung führenden Teilungen ähnlich sind. Sie bleibt stets einschichtig; die Zellen enthalten meist 2 Zellkerne.

Das Archespor teilt sich durch Scheidewände nach den drei Richtungen des Raumes in die Sporenmutterzellen. Hierbei treten mannigfache Varianten auf, indem Richtung und Aufeinanderfolge der Wände verschieden sein können.

Im Microsporangium werden 16, im Macrosporangium nur 8 Sporenmutterzellen gebildet. In beiden verläuft die Tetradenteilung gleich; es treten die für die Reduktionsteilung der höheren Pflanzen charakteristischen Kernteilungsstadien auf. Der Sporophyt hat 16, der Gametophyt 8 Chromosomen.

Die Auflösung der Tapete erfolgt beim Beginn der Reduktionsteilung. Gleich darauf lösen sich die Sporenmutterzellen aus dem Zellverbande.

In beiden Sporangiumarten zerfallen die Tetraden in die Sporenzellen. Im Microsporangium reifen alle 64 Sporen; im Macrosporangium entwickelt sich von den 32 nur eine, selten zwei. Diese liegt im Zentrum, die andern an der Peripherie des Sporangiums.

Die Macrospore wächst sehr stark, ebenso ihr Kern. Erst sehr spät differenziert sich die Sporenmembran in Exo- und Endospor.

Nach der Sporenreife erstarrt das Periplasma in beiden Sporangiumarten und bildet das schaumige Epispor. Kurz vorher haben sich die Tapetenkerne im Plasma aufgelöst.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Winkelschen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 1—5: sind Textfiguren (V. 670).

Fig. 6—9: die ersten Teilungen im jungen Sporangium bis zur Archesporbildung (V. 670).
Fig. 6: Sporangiumköpfchen kurz vor dem Auftreten der ersten Teilungswand.
Fig. 7—9: Nähere Erklärung im Text.

Fig. 10—12: Teilungen im Archespor (V. 670).
Fig. 10: Längsschnitt eines Sporangiums mit achtzelligem sporogenem Gewebe.
Fig. 11: Querschnitt durch ein solches: in der Tapetenschicht sieht man eine Kernteilungsfigur.
Fig. 12: Microsporangium: die Kernteilungen beweisen, daß in allen acht sporogenen Zellen gleichzeitig je eine Wand auftritt.

Fig. 13—25: Auflösung der Tapetenschicht, Isolierung der Sporenmutterzellen und Bildung der Tetraden. Fig. 13, 14, 24 und 25 V. 670; Fig. 15—23 (V. 850).
Fig. 13: Microsporangium: die Sporenmutterzellen sind im Begriff, sich aus dem Verbande zu lösen.
Fig. 14: Macrosporangium: die Sporenmutterzellen haben sich isoliert; ihre Kerne sind in Tetradenteilung begriffen.
In den Figuren 15, 17, 18, 20 und 23 bezieht sich a) jedesmal auf eine Sporenmutterzelle aus einem Microsporangium, b) auf eine solche aus einem Macrosporangium.

Fig. 15a und b: Das Chromatin hat die Gestalt eines unregelmäßigen Bandes angenommen.
Fig. 16: Stadium kurz vor der Synapsis.
Fig. 17a und b: Synapsis.
Fig. 18a: Reduktionsspindel von oben gesehen; es sind acht Doppelchromosomen zu zählen.
Fig. 18b: Tonnenförmige Reduktionsspindel; die Spindel ist an den Polen wie abgeschnitten; die Spindelfasern sind deutlich zu erkennen.
Fig. 19—22: Bildung der Tochterkerne.
Fig. 23a und b: Homöotypische Teilung; die beiden Spindeln liegen senkrecht zueinander.
Fig. 24: Microsporangium mit im Periplasma schwimmenden Tetraden.
Fig. 25: Macrosporangium im gleichen Stadium.
Fig. 26—28: Zerfall einer Tetrade in die einzelnen Sporenzellen (V. 850).
Fig. 29—34: Die Vorgänge nach der Bildung der Sporenzellen (Fig. 29—33 V. 670. Fig. 34 V. ?).
Fig. 29 und 30: Micro- und Macrosporangium; die Sporenzellen schwimmen zusammen mit den Tapetenkernen in unregelmäßiger Verteilung im vakuoligen Periplasma.
Fig. 31: Fast reifes Microsporangium; die Tapetenkerne haben sich in der Mitte gesammelt; die reifen, mit Tetraëderkanten versehenen Sporen liegen außerhalb des dichten Plasmas nahe der Sporangiumwandung.
Fig. 32: Macrosporangium; in der Mitte liegt die reifende Macrospore von einem weiten Hof umgeben. Die andern Sporen liegen außerhalb des dichten Plasmas an einer Seite des Sporangiums. Die Tapetenkerne umgeben die Macrospore kranzförmig.
Fig. 33: Peripheres Stück aus einem älteren Macrosporangium; die Tapetenkerne haben an Größe bedeutend zugenommen.
Fig. 34: Macrosporangium in einem älteren Entwicklungsstadium.
Fig. 35—36: sind Textfiguren. Fig. 35 V. 150.

Literatur.

Arcangeli, G., Sulla *Pilularia Globulifera* e sulla *Salvinia natans*. (Nuovo Giorn. Bot. Italiano. Pisa 1876. Bd. 8.)

Bauke, H., Einige Bemerkungen über das Prothallium von *Salvinia natans*. (Flora. 1879. No. 14.)

Bischoff, Zur Naturgeschichte der *Salvinia natans*. (Nova Acta Bonn. XIV. 1. 1828.)

Campbell, D. H., On the development of *Axolla filiculoïdes*. (Annals of Botany. VII. 1893. 155.)

— The Structure and Development of Mosses and Ferns. 2. Edit. 1905.)

Engler, A. und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil I. Abt. 4. 1902.)

Fitting, H., Bau und Entwicklungsgesch. der Macrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. (Botan. Zeitung. LVIII. 1900. Heft VII/IX. p. 107—165. M. Taf. V u. VI.)

Griffith, W., Über *Azolla* und *Salvinia*. (Calcutta Journal of natural history. Juli 1844.)

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der *Salvinia natans* verglichen mit der der übrigen Rhizocarpeen. (Sitzb. der k. Akad. der Wissensch. Bd. LXXXV. 1882. Abt. I. Mai-Heft.)

Hofmeister, W., Vergleich. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Koniferen. Leipzig 1851.

Juranyi, L., Über die Entwicklung der Sporangien und Sporen der *Salvinia natans*. Berlin 1873.

Lindman, C. A. M., *Regnellidium* novum genus *Marsiliacearum*. (Arkiv för Botanik. Bd. III. 1904.)

Mettenius, De *Salvinia*. Frankfurt a. M. 1845.

— Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846.

Pfeiffer, W. M., Differentiation of Sporocarps in *Azolla*. (Botanical Gazette. 44. 1907. 2.)

Prantl, K., Zur Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von *Salvinia natans*. (Botan. Zeitung. 1879. No. 27.)

Pringsheim, Zur Morphologie der *Salvinia natans*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1863.)

Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Petersburg 1872.

Scott, D. H., Studies in Fossil Botany. 2. Edit. London 1908.

Strasburger, Ed., Über *Azolla*. Jena 1873.

— Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.

— Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge. Heft II. Jena 1889.

— Das botanische Praktikum. 3. Aufl. Jena 1897.

Lebenslauf.

Arthur Kundt, evangelischer Konfession, wurde am 7. Juni 1886 als Sohn des Kgl. Eisenbahn-Zugführers August Kundt zu Berlin geboren. Die Vorbildung erhielt er auf der III. Gemeindeschule und der Oberrealschule zu Charlottenburg. Diese verließ er Oktober 1905 mit dem Zeugnis der Reife, um sich an der Kgl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin dem Studium der Naturwissenschaften, insbesondere der Botanik, zu widmen.

Er hörte die Vorlesungen der Herren Dozenten:

Abelsdorff, Ascherson, Aschkinaß, Baginsky, Belowsky, Biedermann, Blasius, Branca, Brauer, v. Buchka, Byk, Claisen, Claußen, L. Diels, Drude †, Engler, E. Fischer, Fock, Friedenthal, Hertwig, Heymons, van t'Hoff, Klein †, Koblanck, Landau, Lasson, R. Lehmann, Lehmann-Filhés, P. Magnus, Möbius †, Münch, Nernst, Neuberg, Paulsen †, Plate, Reinhardt, Rosenheim, F. E. Schulze, Schwendener, P. Straßmann, Stumpf, Thomas, Wehnelt, Weinstein, Wilamowitz-Moellendorf.

Allen seinen verehrten Lehrern, insbesondere Herrn Dr. P. Claußen, fühlt er sich zu herzlichem Danke verpflichtet.

3 0112 072668004